ISSN [e] 2244-8888

Pittieria 44

ENERO-DICIEMBRE 2020 *págs. 128-138*

ANATOMÍA COMPARATIVA DE LOS ELEMENTOS XILEMÁTICOS DE CONDUCCIÓN EN ALETONES Y TALLO DE *PTEROCARPUS OFFICINALIS* JACQ. (FABACEAE)

COMPARATIVE ANATOMY OF XYLEMATIC CONDUCTIVE ELEMENTS IN BUTTRESS AND STEM OF *PTEROCARPUS OFFICINALIS* JACQ. (FABACEAE)

por

WILLIAMS J. LEÓN H.[1], ORIANA MÉNDEZ[2] y ARIANNY B. TÉLLEZ A.[3]

Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Laboratorio de Anatomía de Maderas. Mérida, Venezuela.

1 wleon@ula.ve
2 orianamendez1998@gmail.com
3 ariannybetzabeth@hotmail.com

RECIBIDO: OCTUBRE 15 DE 2020 / **ACEPTADO:** DICIEMBRE 12 DE 2020

RESUMEN

Se presenta un análisis comparativo de la anatomía de los elementos xilemáticos de conducción entre aletones y tallo principal de *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae) procedente de bosques de pantano de la reserva forestal Imataca (estado Bolívar, Venezuela). Se determinaron las características cualitativas y cuantitativas de los vasos en el aletón de mayor dimensión y en el tallo principal a nivel de altura de pecho (1,3 m) en cada individuo. También se determinaron índices ecoanatómicos de vulnerabilidad, mesomorfia, agrupamiento de vasos y conductividad hidráulica relativa. Se encontró que en los aletones hay poros de menor diámetro y en menor cantidad, existiendo una reducción del área efectiva de conducción y de la conductividad hidráulica relativa. Tanto aletones como tallo muestran un comportamiento mesomórfico, observándose un incremento de la eficiencia de conducción desde los aletones hacia el tallo principal. La reducción del área de conducción en los aletones posiblemente permite que exista mayor área para el tejido fibroso reforzando la funcionalidad de los aletones como elemento de soporte.

PALABRAS CLAVE: anatomía comparativa, aletones, conductividad xilemática, índices ecoanatómicos.

ABSTRACT

This research is about a comparative study of xylematic conductive elements between buttress and main stem of *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae) from swamp forests in Imataca forest reserve (Bolívar state, Venezuela). Qualitative and quantitative features of vessels were determined in buttress of higher dimension and in breast high diameter (1,3 m) of main stem in each tree studied. Also were calculated ecoanatomical indexes of vulnerability, mesomorphy, vessels grouping and relative hydraulic condutivity. We found smaller pores in diameter and in lower quantity, with a reduction in efective area of conduction and hydraulic conductvity in buttres. Main stem and buttress shows a mesomorphic type according vulnerability and mesomorphy indexes with a significative increment of conductive efficiency from buttress to main stem. Reduction of cunductive area in buttress possibly is compensed with a higher area for fibrous tissue and higher functional traits like a support element.

KEY WORDS: comparative anatomy, buttress, xylematic conductivity, ecoanatomical indexes.

INTRODUCCIÓN

Los aletones, también conocidos con el nombre de contrafuertes o gambas, son un tipo de raíz que se presenta como expansiones en la base del tronco que pueden extenderse distalmente sobre el tallo y su tamaño se relaciona con altura del árbol, textura y profundidad del suelo (Flores-Vindas 1999). Su desarrollo es una característica que se observa principalmente en el trópico y está presente en 12-35 % de las especies que crecen en diferentes bosques tropicales, especialmente en las zonas correspondientes a bosque húmedo tropical (Woodcock 2000, Newbery *et al*. 2009). También se pueden presentar en climas subtropicales y bosques húmedos templados, de manera menos frecuente, observándose que sus dimensiones y cantidad tienden a aumentar con la latitud y a disminuir con la altitud (He *et al*. 2012). Existen diferentes teorías acerca de la función que cumplen los aletones en los árboles; sin embargo el mayor consenso se orienta hacía la función de soporte o resistencia mecánica (Crook *et al*. 1997, Steege *et al*. 1997, Clair *et al*. 2003), considerándose que proporcionan estabilidad al árbol, especialmente en los casos en donde alcanzan grandes dimensiones o cuando prevalecen fuerzas unidireccionales que se producen como consecuencia de la acción de vientos, copas asimétricas, tallos inclinados o la acción de gravedad en árboles que crecen en zonas de pendiente (He *et al*. 2012). Se han establecido correlaciones entre la presencia de aletones con las dimensiones del árbol (altura, diámetro), textura y profundidad del suelo encontrándose que son más comunes en árboles emergentes y del dosel, además de una mayor tendencia a su desarrollo en suelos poco profundos y pantanosos, donde las raíces primarias no garantizan suficiente anclaje (Crook *et al*. 1997, Newbery *et al*. 2009). Las especies que se establecen en los bosques de pantano deben tener adaptaciones para poder sobrevivir ante diferentes condiciones desfavorables y entre dichas adaptaciones se encuentran el desarrollo de raíces zancos y tabulares (aletones) las cuales ejercen función de sostén en el fango movedizo (Lozada *et al*. 2017). Aun cuando la presencia de aletones está relacionada principalmente con la función de soporte, también se ha encontrado que pueden contribuir con la regulación de la humedad en el suelo, el status de nutrientes y la diversidad de plántulas que crecen cerca de los árboles que desarrollan este tipo de raíces (Tang *et al*. 2011). Adicionalmente, no se debe dejar de lado la importancia que pueden tener en la conducción de agua y sales minerales (Newbery *et al*. 2009) y se debe tomar en consideración que las largas distancias de movilización de agua en el continuum suelo-planta-atmósfera, desde las raíces más finas hasta los extremos de las últimas ramas, va a depender de la eficiencia de toda la red de conducción (Schuldt *et al*. 2013). Son pocos los estudios orientados hacia la función de conducción en aletones y entre estos se encuentran los de Steege *et al*. (1997) y Christensen-Dalsgaard *et al*. (2007) quienes señalaron que el diámetro y área ocupada por los vasos en los aletones es menor que en la madera del tallo.

Desde el punto de vista taxonómico, los aletones se pueden presentar en familias no relacionadas: Dipterocarpaceae, Fabaceae, Malvaceae y Burseraceae incluyen especies donde frecuentemente se desarrollan aletones, mientras que Annonaceae y Fagaceae no desarrollan este tipo de estructura. Dentro de una misma especie pueden existir individuos con aletones e individuos sin aletones (He *et al*. 2012). *P. officinalis* es una especie con una distribución que abarca tanto las costa del Atlántico (México hasta Brasil) como la del Pacífico (Costa Rica hasta Ecuador e Islas del Caribe) que crece en terrenos inundados pudiendo formar rodales monoespecíficos o

combinarse con otras especies dependiendo de los niveles de salinidad y del tiempo de duración del período de inundación (Rivera-Ocasio *et al.* 2007). La especie desarrolla aletones como una estrategia para adaptarse a condiciones de deficiencia de oxígeno e inestabilidad del sustrato de manera que el intercambio de gases entre la atmósfera y la parte inundada del sistema radicular se efectúa a través de las lenticelas que se desarrollan en la superficie de los aletones además de aumentar la estabilidad requerida en suelos inundados (Bonheme *et al.* 1998).

Desde el punto de vista anatómico, es poca la información que se tiene para este tipo de estructura, siendo uno de los más importantes el presentado por Steege *et al.* (1997) para *Caryocar nuciferum*. También se debe mencionar el estudio de Christensen-Dalsgaard *et al.* (2007) quienes relacionan las características de los vasos con mecanismos o estrategias para mejorar la resistencia mecánica en seis especies tropicales e incluyen tres con aletones: *Xylopia nitida* (Annonaceae), *Tachigali melinonii* (Fabaceae) y *Pradocia cochlearia* (Sapotaceae). A pesar de la importancia que representan los aletones para el establecimiento de *P. officinalis* en zonas inundadas, son pocos los estudios que se han realizado en este aspecto para la especie y el único reporte es el presentado por Lewis (1988) donde indica que no existe correlación entre la dimensión de aletones y factores como dirección del viento y asimetría de la copa.

Ante la poca información existente sobre las características de los elementos de conducción en aletones, la presente investigación tiene como objetivo estudiar las características de los elementos xilemáticos de conducción y el tipo de comportamiento (xeromórfico o mesomórfico) en aletones y fuste principal de *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae) que crece en los bosques de pantano de la unidad V de la Reserva Forestal Imataca (Bolívar, Venezuela).

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio está representado por muestras de madera de cuatro individuos de *P. officinalis* (Fabaceae) colectados en bosques de pantano de la unidad V de la Reserva Forestal Imataca (estado Bolívar, Venezuela) (CUADRO 1), ubicada al Sueste de Venezuela, entre las coordenadas 6° 00´ y 8° 30´ de Latitud Norte y 59° 50´ y 62° 10´ de Longitud Oeste (Lozada *et al.* 2017). Desde el punto de vista fitogeográfico, la zona de estudio pertenece a la Región Guayana, Provincia Guayana Oriental. Tiene una flora muy

CUADRO 1. Número de muestra en xiloteca MER y colectores.

Árbol	Porción	Número de xiloteca	Colectores
1	Fuste	X7102A	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
1	Aletón	X7102B	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
2	Fuste	X7103A	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
2	Aletón	X7103B	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
3	Fuste	X7104A	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
3	Aletón	X7104B	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
4	Fuste	X7105A	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora
4	Aletón	X7105B	W. León H., L. Gámez, G. Rodríguez, J. Parra, M. Mora

relacionada con los vecinos Guyana, Surinam, Guayana Francesa y con el norte del estado brasileño de Amapá;. algunas de las especies más abundantes en este sector son: *Carapa guianensis*, *Alexa imperatricis*, *Eschweilera subglandulosa*, *Catostemma commune* y *Sterculia pruriens*. En el Sistema de Holdridge, el área pertenece a la zona de vida bosque húmedo tropical y desde el punto de vista fisionómico y estructural es un bosque alto siempreverde (Lozada *et al*. 2007). De acuerdo a la clasificación de los sistemas ecológicos realizada para la reserva por MARN-UCV (2003), el área pertenece al macroecosistema 18 "bosque siempreverde húmedo tropical alto", ubicado en una peniplanicie baja suavemente ondulada, megaecosistema lomeríos bajos con peniplanicie, de la sub-región Pastora-Nuria. En diferentes áreas de la reserva y de la Unidad V se han reportado bosques de pantano en sitios donde existe una condición de saturación de humedad en el suelo de manera casi permanente; estos ecosistemas se diferencian de los bosques de lodazal, o pantano estacional, en que la saturación es constante y no depende de la existencia de una época de lluvias; tampoco presentan una marcada fluctuación diaria en la inundación, como ocurre en los manglares (Lozada *et al*. 2017). Las especies que se establecen en los bosques de pantano deben tener adaptaciones para poder sobrevivir ante diferentes condiciones desfavorables; *P. officinalis* es una de las especies típicas de estos terrenos saturados y exhibe raíces tabulares sinuosas que le permiten el sostén en esas condiciones (Lozada *et al*. 2017).

En cada individuo se recolectaron muestras en el aletón de mayor dimensión y en áreas de fuste, a nivel de la altura de pecho (1,3 m) o 10-20 cm por encima de la zona de incidencia de aletones en caso que estos alcanzaran la altura de pecho (FIGURA 1). Se sometieron a un proceso de secado al aire para luego ser trasladadas y depositadas en la xiloteca MERw del laboratorio de anatomía de maderas de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela). Se extrajeron piezas de 1,5-2 cm^3 para ser sometidas a un proceso de ablandamiento en agua hirviendo durante dos horas. Se obtuvieron secciones transversales, tangenciales y radiales de 25-30 µm de espesor con el uso de un micrótomo de deslizamiento. Las secciones obtenidas fueron preparadas siguiendo la metodología indicada por Corothie (1967) con modificaciones en los tiempos indicados para cada fase realizándose la tinción con safranina (6-12 h), deshidratación en baños sucesivos de alcohol en concentraciones de 50 % (15 min), 70 % (15 min), 75 % (15 min), 95 % (4 h), una mezcla alcohol-xilol en proporción 1:1 (30 min) y xilol (2-4 h). El montaje se realizó utilizando bálsamo de Canadá como medio de



FIGURA 1. *Pterocarpus officinalis* Jacq. Toma de muestras en fuste y aletón.

adhesión. Se estudiaron las características de los elementos xilemáticos de conducción siguiendo lo estipulado por IAWA Committee (1989). Los caracteres cuantitativos estudiados fueron frecuencia y diámetro de poros, diámetro de punteaduras y longitud de elementos de los vasos. Esta última se determinó en tejido macerado o disociado preparado de acuerdo a la metodología de Franklin (1936) pero modificando la proporción peróxido de hidrógeno-ácido acético en 1:1 y el tratamiento calorífico en estufa (12 h, 60 °C). Para las características cuantitativas (frecuencia y diámetro de vasos, diámetro de punteaduras, longitud de elementos de los vasos) se realizó el número de mediciones indicadas por IAWA Committee (1989), se determinó la estadística básica (promedio, desviación, máximo, mínimo) y se realizó el respectivo análisis de varianza y prueba de Tukey ($\alpha = 0{,}05$) diferencia de medias para conocer si existen diferencias estadísticamente significativas entre aletones y fuste. Se calcularon los índices ecoanatómicos propuestos por Carlquist (1977, 2001) y el índice de agrupamiento de vasos (Carlquist 2001) mediante la aplicación de las siguientes fórmulas:

$$IV = Dp / Fp$$

$$IM = IV * LEV$$

$$IVg = (\text{Número total de poros}) / (\text{Número de grupos de poros})$$

donde:

IV = índice de vulnerabilidad; Dv = diámetro de vasos o poros (µm); Fp = frecuencia de poros (poros/mm^2); IM = índice de mesomorfia; LEV = longitud de elementos de los vasos (µm); IVg = índice de agrupamiento de vasos.

De acuerdo a los valores de IV e IM se determinó el tipo de comportamiento del sistema de conducción clasificándose como xeromórfico ($IV < 1$; $IM < 75$) o mesomórfico ($IV > 1$; $IM > 200$). Finalmente, se calculó la conductividad hidráulica relativa (CHr) mediante la aplicación de la ecuación modificada de Hagen-Poseuille (Reyes-Santamaría *et al.* 2002):

$$CHr = Fp * Rp^4$$

donde:

CHr = conductividad hidráulica relativa; Fp = frecuencia de poros; Rp = radio de poros

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

CARACTERÍSTICAS CUALITATIVAS

Porosidad desde difusa hasta con tendencia a semicircular en fuste (FIGURA 2A) y claramente difusa en aletones (FIGURA 2B). Poros sin patrón definido de disposición; solitarios, múltiples radiales de 2-4 (6) y arracimados (FIGURA 2). Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, pequeñas, ornadas. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Estos aspectos coinciden con lo reportado por Detienne & Jacquet (1983) y León (2020).

CARACTERÍSTICAS CUANTITATIVAS

La frecuencia (FIGURA 3) y diámetro de poros (FIGURA 4) mostraron un comportamiento uniforme en el sentido que todos los individuos estudiados se caracterizaron por un incremento desde la zona de aletones hacia el tallo. En el 50 % de los casos, el incremento en frecuencia manifestó diferencias estadísticamente significativas ($\alpha = 0{,}05$), mientras que el diámetro mostró diferencias significativas en el 75 % de los casos (CUADRO 2). La presencia de menor cantidad de poros por mm^2 y la disminución de su diámetro trae como resultado una menor área de conducción en aletones en comparación con el fuste, lo cual coincide con lo indicado por Christensen-Dalsgaard *et al.* (2007) quienes señalaron que los aletones son una de las partes del árbol que tiene menor área de vasos y menores conductividades específicas; mientras que Stahel (1971) indicó que en los aletones se

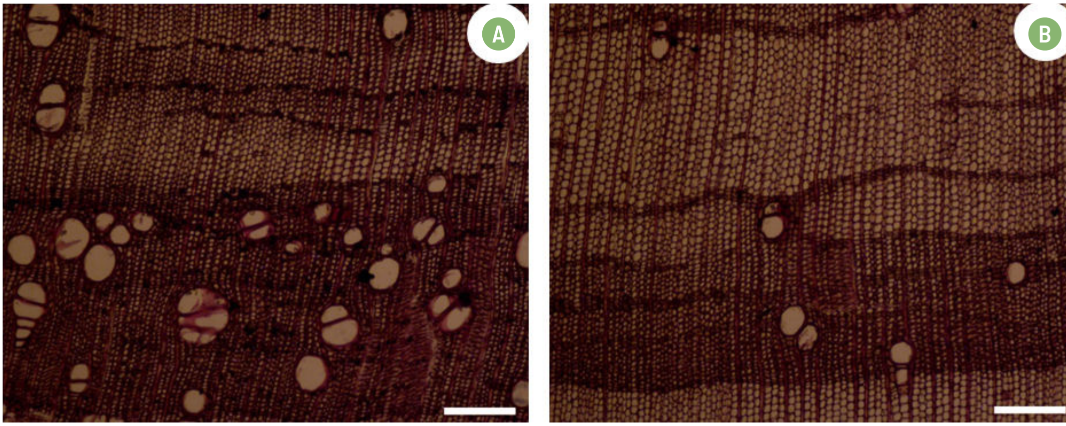


FIGURA 2. *Pterocarpus officinalis* Jacq. Diferencia en frecuencia, tamaño y agrupación de vasos entre **(A)** fuste y **(B)** aletón (Barra = 300 µm).

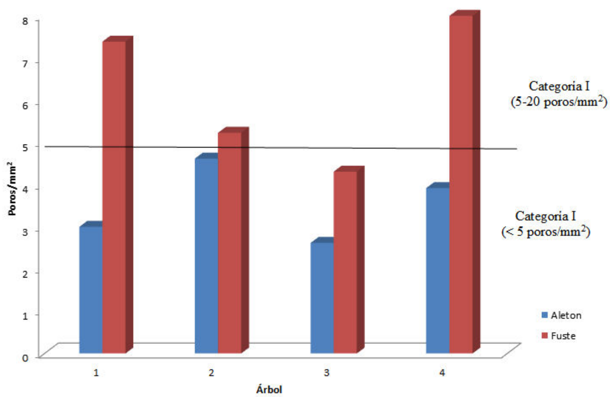


FIGURA 3. Distribución de frecuencia de vasos (poros/mm^2) de acuerdo a las categorías de IAWA Committee (1989) en aletones y fuste de *Pterocarpus officinalis* Jacq.

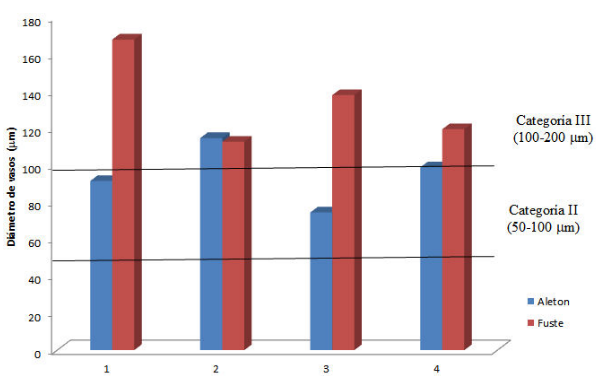


FIGURA 4. Distribución de diámetro de vasos de acuerdo a las categorías de IAWA Committee (1989) en aletones y fuste de *Pterocarpus officinalis* Jacq.

CUADRO 2. Frecuencia de poros, índice de agrupamiento de vasos (IVg), diámetro de poros, diámetro de punteaduras y longitud de elementos de vasos (LEV) en fuste y aletones de *Pterocarpus officinalis* Jacq. (mínimo, promedio, desviación, máximo).

Árbol, porción	Poros/mm^2	IVg	Dporos (µm)	Dpunteaduras (µm)	LEV (µm)
Árbol 1					
Fuste	(3,85) 7,39b ± 2,77 (10,77)	(1,67) 2,5^b ± 0,99 (4)	(120) 167,8^b ± 22,5 (230)	(2,5) 3,625^a ± 0,395 (3,75)	(160) 231^a ± 34 (320)
Aletón	(2,31) 3^a ± 0,5 (3,46)	(1) 1,2^a ± 0,18 (4)	(75) 91,4^a ± 11,77 (120)	(3,75) 4,375^b ± 0,659 (5)	(145) 246^a ± 48,78 (380)
Árbol 2					
Fuste	(2,31) 5,23^a ± 1,73 (6,92)	(1,2) 2,24^a ± 0,63 (2,8)	(90) 112,6^a ± 15,08 (140)	(3,75) 4,375^a ± 0,659 (5)	(135) 228^a ± 42,94 (340)
Aletón	(2,69) 4,62^a ± 1,68 (6,54)	(1,25) 1,6^a ± 0,33 (2,13)	(85) 114,6^a ± 16,83(145)	(5) 5,375^b ± 0,604 (6,25)	(130) 220,8^a ± 46,14 (300)
Árbol 3					
Fuste	(3,85) 4,31^b ± 0,5 (5)	(1,67) 2,08^a ± 0,56 (4)	(90) 137,8^b ± 23,01 (185)	(2,5) 4^a ± 0,791 (5)	(120) 205,6^a ± 33,18 (275)
Aletón	(1,54) 2,62^a ± 0,88 (3,85)	(1) 1,45^a ± 0,26 (1,67)	(60) 74,4^a ± 10,54 (90)	(5) 5,125^b ± 0,395 (6,25)	(100) 217,83^a ± 40,5 (315)
Árbol 4					
Fuste	(3,85) 8^a ± 4,7 (13,46)	(1,25) 1,62^a ± 0,25 (1,88)	(90) 119,4^b ± 22,74 (180)	(3,75) 4,75^a ± 0,791 (6,25)	(160) 235,4^a ± 39,08 (340)
Aletón	(3,08) 3,92^a ± 0,5 (4,23)	(1,11) 1,35^a ± 0,16 (1,57)	(80) 98,8^a ± 11,66 (125)	(5) 5^a ± 0 (5)	(170) 239,2^a ± 34,84 (305)

presentan vasos de menor diámetro y una reducción del área de conducción. Sin embargo, contrasta con lo reportado por Steege *et al.* (1997) para *Caryocar nuciferum* donde encontraron una mayor frecuencia de vasos en los aletones y poca diferencia de diámetro entre las dos porciones estudiadas. Con respecto al tamaño de las punteaduras, desde los aletones hacia el fuste se encontró una reducción del diámetro (CUADRO 2, FIGURA 5) y en el 75 % de los casos fue significativa. Igual patrón de comportamiento se observó en la longitud de elementos de los vasos (FIGURA 6), pero las variaciones fueron no significativas, y se puede considerar que este carácter es el único de los estudiados que se mantiene constante entre las dos porciones (CUADRO 2). Tomando en consideración las categorías dimensionales establecidas por IAWA Committee (1989), las variaciones que ocurren entre aletones y fuste, en algunos casos, representan categorías diferentes, especialmente en el diámetro de vasos donde pasan de la categoría de pequeños desde la zona de aletones a medianos hacia el fuste (FIGURA 4). La reducción del área ocupada por tejido de conducción en los aletones podría indicar un mayor espacio para el desarrollo de tejido fibroso y reforzar la capacidad de soporte o resistencia mecánica, tal como lo mencionan Crook *et al.* (1997), Christensen-Dalsgaard *et al.* (2007) y He *et al.* (2012) al señalar que el principal rol de los aletones es de tipo mecánico.

Los índices ecoanatómicos (CUADRO 3) indican un comportamiento mesomórfico, es decir, orientado hacia la eficiencia en el movimiento de líquidos la cual aumenta al pasar de los aletones al fuste. Es importante indicar que no hay reportes de índices ecoanatómicos en aletones para poder establecer comparaciones. El índice de agrupamiento de vasos aumentó desde los aletones hacia el fuste, pero no de manera significativa (CUADRO 2). El aumento en diámetro y frecuencia de vasos también se traducen en mayores tasas de conductividad hidráulica relativa en el fuste; mientras que el incremento en eficiencia

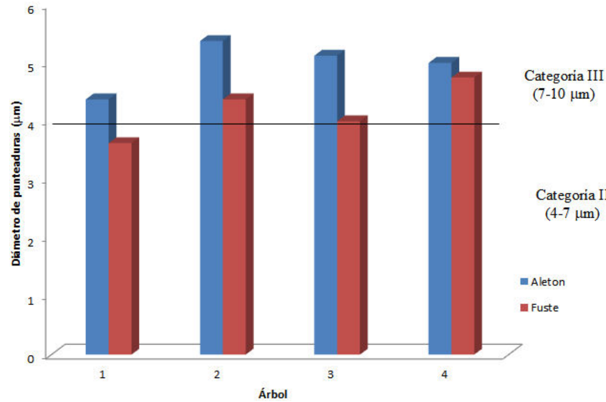


FIGURA 5. Distribución de diámetro de punteaduras de acuerdo a las categorías de IAWA Committee (1989) en aletones y fuste de *Pterocarpus officinalis* Jacq.

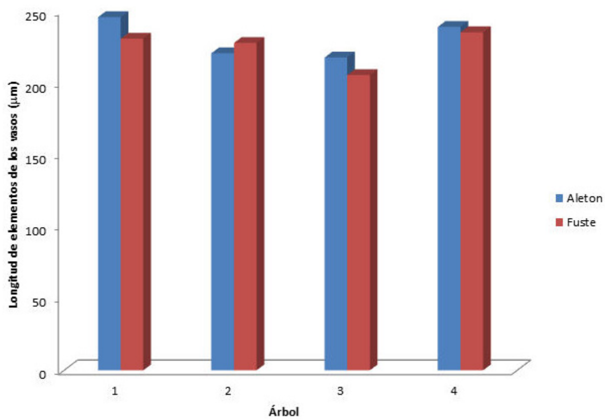


FIGURA 6. Distribución de longitud de elementos de los vasos de acuerdo a las categorías de IAWA Committee (1989) en aletones y fuste de *Pterocarpus officinalis* Jacq.

CUADRO 3. Índices de vulnerabilidad (IV), mesomorfía (IM) y conductividad hidráulica relativa (CHr) en fuste y aletones de *Pterocarpus officinalis* Jacq.

Árbol	Porción	IV	IM	CHr (μm^4 x 10^6)
1a	Fuste	22,71	5245,17	366,18
1b	Aletón	30,47	7494,80	13,09
2a	Fuste	21,53	4908,76	52,55
2b	Aletón	24,81	5476,99	49,80
3a	Fuste	31,97	6573,48	97,13
3b	Aletón	28,40	6185,71	5,02
4a	Fuste	14,93	3513,35	101,62
4b	Aletón	25,20	6028,82	23,34

y conductividad hidráulica son resultado directo del aumento de diámetro de los vasos e indica una adecuada continuidad de los elementos de conducción desde la porción correspondiente a aletones hacia el fuste principal.

CONCLUSIONES

Las principales variaciones de los elementos de conducción entre aletones y fuste de *P. officinalis* son los cambios en diámetro y frecuencia de vasos, observándose un aumento del diámetro y cantidad de poros/mm^2 desde los aletones hacia el fuste. Estos cambios afectan el área de conducción y la tasa de conductividad hidráulica relativa notándose los valores menores en los aletones.

Los índices ecoanatómicos reflejan un similar comportamiento entre las dos porciones estudiadas pero con un incremento de la eficiencia en el movimiento de líquidos en el fuste.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BONHEME, I., A. ROUSTEAU, D. IMBERT & É. SAUR. 1998. La foret marécageuse á *Pterocarpus officinalis*. Sa situation en Guadeloupe. *Bois et Forets des Trop.* 258(4): 59-68.

CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot*. 64: 887-896.

CARLQUIST, S. 2001. *Comparative wood anatomy*. Springer Verlag. 2nd edition. New York, USA. 448 p.

CHRISTENSEN-DALSGAARD, K., M. FOURNIER, A. ENNOS & A. BARFOD. 2007. Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in six species of tropical tres. *New Phytol.* 176: 610-622.

CLAIR, B.; M. FOURNIER, M. PREVOST, J. BEAUCHENE & S. BARDET. 2003. Biomechanics of buttressed trees: bending strains and stresses. *Am. J. Bot*. 90: 1349-1356.

COROTHIE, H. 1967. *Estructura anatómica de 47 maderas de la Guayana venezolana*. Ministerio de Agricultura y Cría-Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 125 p.

CROOK, M.; A. ENNOS & J. BANKS. 1997. The function of buttress roots: comparative study of the anchorage systems of buttressed (*Aglaia* and *Nephelium ramboutan* species) and non-buttressed (*Mallotus wrayi*) tropical trees. *J. Exp. Bot*. 48: 1703-1716.

DETIENNE, P. & P. JACQUET. 1983. *Atlas d´identification des bois de l´Amazonie et des regions voiseines*. Centre Technique Forestier Tropical. Nogent s/Maine. 640 p.

FLORES-VINDAS, E. 1999. *La planta: estructura y función. Volumen II*. Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica.

FRANKLIN, G. 1936. Permanent preparations of macerated wood fibres. *Trop. Woods* 49: 21-22.

HE, Z., Y. TANG, X. DENG & M. CAO. 2012. Buttress trees in a 20-hectare tropical dipterocarp rainforest in Xishuangbanna, SW China. *J. Plant Ecol*. 6: 187-192.

IAWA Committe. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull. n.s*. 10: 219-332.

LEWIS, A. 1988. Buttress arrangement in *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae): Effects of crown assimetry and wind. *Biotropica* 20: 280-285.

LEÓN H., W. 2020. *Anatomía de maderas de 130 especies de Venezuela*. Pittieria. Serie publicaciones especiales PE2. Mérida, Venezuela. 367 p.

LOZADA, J., P. SORIANO & M. COSTA. 2007. Bosques de colinas y lomas en la zona central de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Rev. For. Lat*. 42: 105-131.

LOZADA, J., P. SORIANO & M. COSTA. 2017. Bosques de pantano en la zona central de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Rev. For. Venez*. 61: 9-28.

MARNR-UCV. 2003. Bases técnicas para el ordenamiento de la Reserva Forestal Imataca. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renpvables-Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

NEWBERY, D., S. SCHWAN, G. CHUYONG & X. VAN DER BURGT. 2009. Buttress form of the central African rain forest tree *Microberlinia bisulcata*, and its possible role in nutrient acquisition. *Trees* 23: 219-234.

REYES-SANTAMARÍA, I.; T. TERRAZAS; A. BARRIENTOS & C. TREJO. 2002. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Sci. Hort*. 92: 97-105.

RIVERA-OCASIO, E., T. MITCHELL AIDE & N. RÍOS-LÓPEZ. 2007. The effects of salinity on the dynamics of a *Pterocarpus officinalis* forest stand in Puerto Rico. *J. Trop. Ecol*. 23: 559-568.

SCHULDT, B., C. LEUSCHNER, N. BROCK & V. HORNA. 2013. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree Physiol.* 33: 161-174.

STAHEL, J. 1971. Anatomische untersuchungen an brettwurzeln von *Khaya ivorensis* A. Chev. und *Piptadeniastrum africanum* (Hook. f.) Brenan. *Holz Als Roh-und Werks.* 29: 314-318.

STEEGE, H. TER, B. TER WELLE & P. LAMING. 1997. The possible function of buttresses in *Caryocar nuciferum* (Caryocaraceae) in Guyana: ecological and wood anatomical observations. *IAWA J*. 18: 415-431.

TANG, Y., X. YANG, M.CAO, C. BASKIN & J. BASKIN. 2011. Buttress trees elevate soil heterogeneity and regulate seedling diversity in a tropical rainforest. *Plant Soil* 338: 301-309. DOI 10.1007/s11104-010-0546-4

WOODCOCK, D., G. DOS SANTOS & D. TAYLOR. 2000. The buttressed blue marble tree: Wood and growth characteristics of *Elaeocarpus angustifolius* (Elaeocarpaceae). *Ann. Bot.* 85: 1-6.